Architecture végétale – Cours Pharmacie

Les végétaux sont des organismes eucaryotes pluricellulaires et autotrophes. Par organisme autotrophe on entend un organisme capable d'élaborer des substances organiques nutritives nécessaires à sa survie, et ceci à partir d'éléments minéraux (matière inorganique) et de lumière.

I) Anatomie de la plante

1) Structure générale

A première vu, la plante possède une structure relativement simple :

- Les **racines** ancrent la plante au sol et permettent l'assimilation de l'eau et des nutriments (éléments minéraux principalement) nécessaire à son fonctionnement.
- Les **tiges** jouent le rôle de support des organes photosynthétiques.
- Les **feuilles** sont les usines à photosynthèse, mais elles permettent également l'assimilation de nutriments (éléments organiques) par échange gazeux.

Lorsqu'on rentre plus en détails, les caractères anatomiques de la plante semblent être plus complexes.

On peut faire la remarque que les plantes ne possèdent pas de système locomoteur, ni de système nerveux.

2) La feuille

La feuille est le site principal de la photosynthèse et de la transpiration dans la plante. Elle peut être simple ou composé et est constituée de différentes parties :

- Le **limbe** est la partie principale de la feuille et est recouvert de **nervure**.
- Le **pétiole** rattache la tige à la partie élargit de la feuille.
- Les **stipules**, au nombre de deux, sont des petites pièces foliaires présentes à la base du pétiole.

Une **bractée** est une feuille faisant partie de l'inflorescence.

3) La fleur

La fleur est constituée de pièces florales insérées sur un **réceptacle floral**. La fleur est constituée de différentes parties, de l'extérieur vers l'intérieur :

- Le **calice** formé par l'ensemble des **sépales**.
- La **corolle** formée par l'ensemble des **pétales**.
- L'**androcée** correspond à l'ensemble des **étamines** (organes mâles) qui produisent le **pollen**.
- Le **gynécée** (ou pistil), formée par l'ensemble des **carpelles** (organes femelles).

Le calice et la corolle forment le **périanthe**. Le **pédoncule** est la tige qui porte les fleurs, et les fruits après la fécondation.

4) Appareil souterrain

L'appareil souterrain est de différent type suivant la plante considérée :

- La **racine** correspond à la partie souterraine de la plante. On compte les **racines pivotantes**, **fasciculées** et **adventives**.
- Le **rhizome** est la tige souterraine, généralement horizontale, de certaines plantes vivaces.
- Le **bulbe** est une pousse.
- Le **tubercule** est un organe de réserve, généralement souterrain.

II) Histologie de la plante

Les tissus végétaux peuvent être classés suivant leurs rôles au sein de la plante. On distingue ainsi les tissus de protection, les tissus de soutien, les tissus parenchymateux, les tissus conducteurs et les méristèmes.

1) Les tissus de protection ou tissus de revêtement

Les plantes ont besoin de tissu de protection contre des évaporations trop importantes, contre des blessures, contre la chaleur… Parmi ces tissus on compte l'épiderme, l'assise pilifère, le suber (liège) et l'endoderme.

a) L'épiderme

L'épiderme est un tissu compact formé par une couche de cellules superficielles vivantes, présentent à la surface de toute la plante. Certaines de ces cellules peuvent être remplacé au niveau des racines soit par l'assise pilifère, soit par du suber. Par endroit, ces cellules sont épaissies par la **cuticule** qui forme un film protecteur à la surface de celle-ci. Elles ne possèdent pas de chloroplaste.

L'épiderme est interrompu au niveau des **stomates**. Ce sont des structures épidermiques spécialisées, souvent présentent à la face inférieur des feuilles non exposé au soleil (épiderme inférieur), et jouant un rôle indispensable dans les régulations de la transpiration de la plante (cf. chapitre *« L'eau de l'absorption à la transpiration »*), ainsi que dans les échanges gazeux. Les stomates sont formés de deux **cellules de garde** qui possèdent de nombreux chloroplastes et qui sont capables de faire varier l'ostiole par des mécanismes osmotiques. L'ostiole correspond à l'orifice présent entre les deux cellules stomatiques réniformes. Les

cellules de garde sont plus épaisses du côté interne qui délimite l'ostiole, et sont souvent accompagnées de **cellules compagnes**, dépourvues de chloroplastes, avec lesquelles elles sont intimement en contact par leur face externe.

Les stomates peuvent être comparés aux glandes sudoripares chez l'Homme.

b) L'assise pilifère

Comme dit précédemment, les cellules épidermiques peuvent être remplacées au niveau de la racine (plus particulièrement au niveau des radicelles) par l'assise pilifère, mais attention les poils sont toujours associés à l'épiderme. Cette assise est présente au niveau de jeune racine au niveau de la région absorbante. L'assise pilifère contient des cellules très perméable et indispensable à l'assimilation de l'eau et des nutriments solubles (sels). Certaines de ces cellules sont hypertrophiées et prennent de cette manière la forme d'un poil, dit **poil absorbant**.

c) Le suber

Le suber (ou liège) est le deuxième tissu de remplacement des cellules épidermiques ; il peut également remplacer l'assise pilifère. En effet le suber n'est jamais présent dès le départ, mais apparait au niveau d'organe subissant une croissance en épaisseur, plus précisément au niveau du **cambium subéro-phellodermique**.

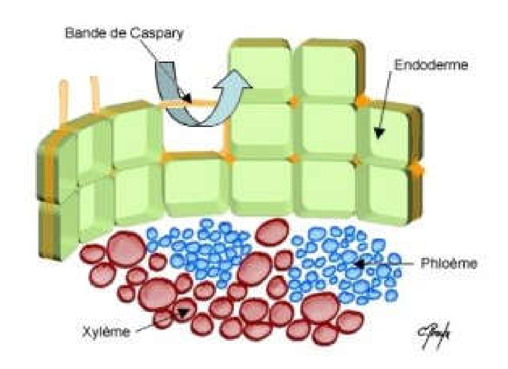
La formation du suber nécessite la subérification des cellules qui le constitue, ceci induisant leur mort.

d) L'endoderme

L'endoderme est l'assise la plus profonde de l'écorce au niveau des jeunes tiges et des jeunes racines. Le classement de l'endoderme dans les tissus de revêtement est donc mal choisi, mais il a bien un rôle de protection au sein de la plante, et ceci par trie des substances assimilées par la plante. De cette manière seules certaines d'entre elles pourront migrer jusqu'aux tissus conducteurs et être ainsi répartie dans la plante.

Les cellules de l'endoderme présentent une lignification et subérification caractéristique d'un groupe de plante : **endoderme à cadre** caractéristique des dicotylédones, **endoderme en fer à cheval** caractéristique des monocotylédones… Plus les plantes vieillissent plus l'endoderme va se lignifier.

On observe également des épaississements subéreux en forme de cadre formant les **cadres de Caspary** qui empêche les transports par voie apoplasmique en obligeant la voie symplasmique. Cette caractéristique lui permet de jouer son rôle de filtre.



2) Les tissus de soutiens

Les tissus de soutien sont constitués de cellules à paroi épaissie lui donnant une certaine rigidité. Parmi ces tissus on compte :

- le **collenchyme** constitué de cellules à paroi cellulosique qui permettent à la plante de continuer à croître dans la zone considérée.
- le **sclérenchyme** constitué de cellules à paroi lignifiée, bloquant la plante dans sa croissance dans la zone considérée. Ces cellules produisent des **fibres** et des **sclérites**.

3) Les tissus parenchymateux

Les tissus parenchymateux sont les plus volumineux au sein de la plante (tiges, racines, feuilles…). Ils peuvent être présents soit dès le début soit apparaître par la suite. Ils présentent des cellules cellulosiques qui peuvent parfois être lignifiés. On les distingue suivant leur rôle au sein de la plante.

- Le **parenchyme simple** a un rôle de remplissage.
- Le **parenchyme chlorophyllien** a un rôle d'assimilation grâce à la chlorophylle.
- Le **parenchyme de réserve** un rôle d'accumulation (par exemple de l'amidon).
- Le **parenchyme ligneux** a un rôle de soutien.

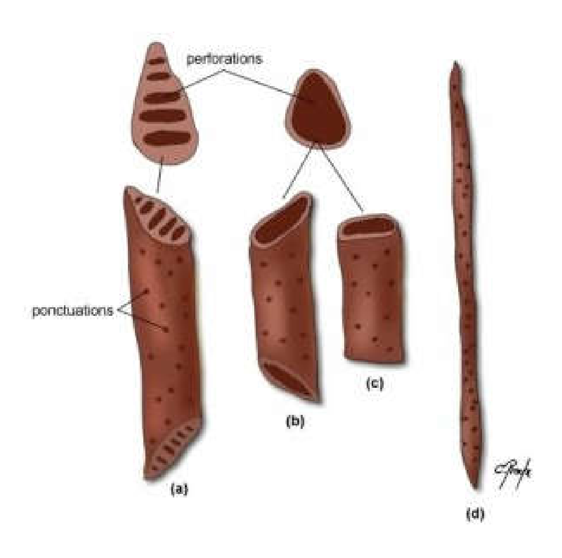
4) Les tissus conducteurs

Plus une plante grandit, plus les apports en eau sont indispensables et les transports de l'eau au sein de la plante difficile à mettre en œuvre. Les tissus conducteurs permettent ainsi un transport approprié de l'eau et des autres éléments absorbés. On distingue le xylème présent plus en profondeur dans la plante et le phloème présent plus à la surface (analogie aux artères et aux veines chez l'Homme).

a) Le xylème (ou bois)

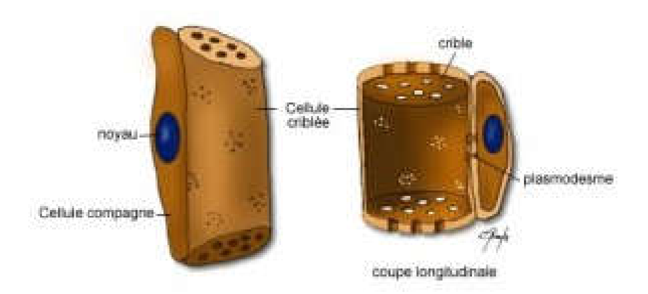
Le xylème assure la conduction de la **sève brute** de bas en haut. Les cellules de ces vaisseaux sont mortes et sont réduites à leur paroi lignifiée. Ces vaisseaux sont classés suivant leur architecture et la présente ou non des membranes transversales. Ils sont caractéristiques d'un groupe de plante.

- Les **vaisseaux imparfaits**, ou **trachéides**, présentent des membranes transversales. Ils sont caractéristiques des gymnospermes (**vaisseaux imparfaits à ponctuations aréolés**) et des ptéridophytes (**vaisseaux imparfaits à ponctuations scalariformes**).
- Les **vaisseaux parfaits** ne présentent pas de membranes transversales. Ils sont caractéristiques des angiospermes (**vaisseaux parfaits annelés, spiralés, rayés …**).



b) Le phloème (ou liber)

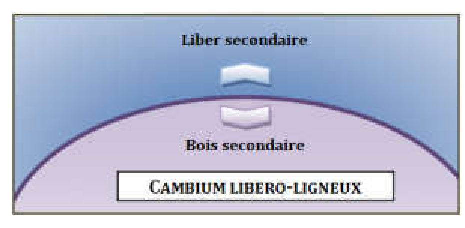
Le phloème assure la conduction de la **sève élaborée** vers les tiges, les racines, les bourgeons, les fruits et les fleurs. Ils sont formés par les **cellules criblées**, qui chacune forment un tube perforé à ces extrémités. Les cellules criblées sont associées aux **cellules compagnes** avec lesquelles elles communiquent par des plasmodesmes.

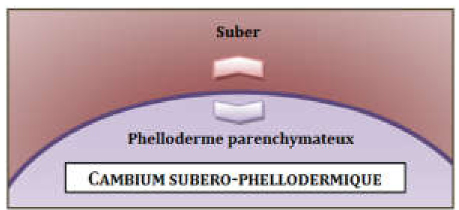


5) Les tissus formateurs ou méristèmes

Les méristèmes sont des régions de la plantes où les divisions cellulaires sont particulièrement importantes. On distingue deux types de méristèmes :

- Les **méristèmes primaires** assurent la croissance en longueur. Ils sont situés aux extrémités des tiges et des racines.
- Les **méristèmes secondaires** assurent l'accroissement des organes en épaisseurs. On les appelle aussi **zones génératrices** ou **cambium**, et parmi eux on compte le **cambium libéro-ligneux** et le **cambium subéro-phellodermique.** Ils dérivent des méristèmes primaires ou de certains autres tissus. Ce type de croissance est propre aux plantes ligneuses.





III) La cellule végétale

1) Particularité de la cellule végétale

La cellule végétale possède des éléments supplémentaires à ceux de la cellule animale (*cf. cours de biologie cellulaire*) :

- Un **cadre cellulosique**, au dessus de la membrane cytoplasmique, plus ou moins rigide selon la quantité de lignine associée ; on parle de **paroi cellulaire**. Cette dernière est constituée de 4 couches différentes (de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule) : la **lamelle moyenne** qui est la membrane primitive riche en pectine, la **paroi primaire** qui entoure la lamelle moyenne, la **paroi secondaire** qui entoure la paroi primaire et la **membrane cytoplasmique** (double couche phospholipidique).Cette paroi possède des **ponctuations** correspondant à des plages de **plasmodesmes**, elles mêmes correspondant à de petits orifices permettant la communication entre les cellules (*cf. Elaboration de la paroi végétale*).
- Des **plastes**, qui sont des organites cellulaires possédant un ADN propre. Ils sont de trois types :
    - Les **chloroplastes** possèdent de la chlorophylle (dans les granums) et sont le site de la réalisation de la **photosynthèse** (cf. cours *La photosynthèse*).



Schéma simplifié d'un chloroplaste

    - Les **chromoplastes** donnent des **colorations** jaune-orangé aux organes qui en possèdent (feuilles à l'automne, pétales de fleurs), et ceci grâce à une grande quantité de pigments non-chlorophylliens (caroténoïdes, xantophylles, …) présent dans ces plastes.



Schéma simplifié d'un chromoplaste

    - Les **leucoplastes** ne possèdent pas de pigments et servent au **stockage** de différentes substances comme l'amidon, les lipides et les protéines. Ce sont des plastes de réserve situés dans les racines et dans les tissus non photosynthétique (certains tissus parenchymateux…).



Schéma simplifié d'un leucoplaste

- Un **vacuome** qui est un ensemble de vacuoles qui occupent quasiment toute la cellule. Elles sont également le lieu de stockage du calcium précipité et des métaux lourds, et exercent une pression sur la paroi cellulaire, permettant d'assurer la rigidité et la forme de la cellule.

2) Mise en place des mitochondries et des chloroplastes

« Les mitochondries sont le résultat d'un évènement endosymbiotique, au cours duquel un organisme vivant autonome, coupable de phosphorylation oxydative, a été englobé par une autre cellule. L'incorporation transitoire de cellules procaryote par des cellules plus grosses n'est pas inhabituelle dans le monde microbiologique.

Dans le cas de la mitochondrie, une telle relation transitoire est devenue permanente, étant donné que la cellule bactérienne a perdu une partie de son ADN, ce qui l'a rendu incapable d'une vie indépendante, et que la cellule hôte est devenue dépendante de l'ATP produit par sa conquête. » *Biochimie de Lubert Stryer, 6ème édition, Médecine-Sciences chez Flammarion.*

Cet évènement est comparable pour les chloroplastes.

IV) Les molécules végétales

Les molécules synthétisées peuvent provenir du métabolisme primaire ou secondaire des cellules végétales.

1) Métabolisme primaire

Les molécules du métabolisme primaire sont des molécules nécessaires à la vie : protéines, glucides (glucose, amidon, inuline), lipides (triglycérides insaturés et lécithines) acides nucléiques. Ces molécules sont présentent au niveau de toutes les cellules de la plantes, mais attention elles ne rentrent pas forcément dans la constitution de toutes les plantes.

Les membranes végétales sont des structures formées par la synthèse de molécules du métabolisme primaire (cf. chapitre *Les membranes végétales*).

2) Métabolisme secondaire

Les molécules du métabolisme secondaire sont des molécules non constantes dans tout le règne végétal. Elles sont fabriquées uniquement si tous les mécanismes vitaux de la plante sont réalisés et permettent de caractériser des familles de végétaux.

- Les **alcaloïdes** : souvent toxiques, correspondent à la présence d'azote dans un hétérocycle. On peut donner comme exemple la caféine, la cocaïne, la morphine, la nicotine, la quinine, la colchicine et l'atropine.
- Les **hétérosides** : association d'une molécule active et d'un sucre jouant le rôle de transporteur. On peut donner comme exemple la digitaline.
- Les **terpènes** : polymère de l'isoprène (monomère de base). On peut donner comme exemple le caoutchouc, le taxol, des glycosides cardiotoniques et des huiles essentielles.
- Les **polyphénols** : On peut donner comme exemple les rutosides, les citroflavonoïdes, les oligomères flavonoïdes, les anthocyanes et les coumarines.
- Les **saponosides**.
- Les **sesquiterpènes**.
- …

Ces molécules sont essentiellement utilisées comme substances de défense et ne sont pas présentent au niveau de toutes les cellules de la plante. Ce sont les molécules du métabolisme secondaire qui sont actuellement recherchées pour leurs vertus thérapeutiques.

Physiologie des végétaux supérieurs – Cours Pharmacie

Pour leur survie, les plantes utilisent un certain nombre de mécanismes physiologiques : l'assimilation (ou nutrition), l'excrétion, la sécrétion, la respiration, la circulation, les mouvements, la croissance et la reproduction… La physiologie végétale étudie ainsi le fonctionnement de ces différents mécanismes physiologiques.

I) Assimilation (ou nutrition)

Les plantes se nourrissent grâce à l'assimilation de nutriments sous forme d'élément organiques (CO_2, O_2 …) et minéraux (calcium, phosphore …) :

- Les **éléments organiques** sont assimilés grâce à des tissus parenchymateux disposés à la face inférieure des feuilles. Ces tissus parenchymateux sont très lacuneux et permettent l'accumulation de gaz grâce aux stomates.
- Les **éléments minéraux** sont eux absorbés au niveau des racines et radicelles. Ces éléments minéraux doivent être solubles dans l'eau afin d'être assimilé par la plante.

II) Excrétion, sécrétion, stockage et détoxification

1) Excrétion (ou rhizodéposition)

L'excrétion, de déchets liquide ou solide, se réalise au niveau de **poils absorbants**. Cette excrétion permet un **effet rhizosphérique**, c'est-à-dire que la plante participe à des apports de matière organique morte et de recycleurs (bactéries) pour la reminéralisation du sol. Ces minéraux seront par la suite réabsorbés par la plante.

La **rhizosphère** est l'interface entre la plante et le sol. Les phénomènes de rhizodépositions (excrétions) permettent un apport de substrat de croissance pour les micro-organismes du sol, et modifient les caractéristiques physico-chimiques du sol environnant. Ceci influençant le développement de la microflore rhizosphérique et ainsi le fonctionnement normal des mécanismes physiologiques de la plante. (Pour plus d'information cf. *Biodiversité des bactéries rhizosphériques associées à des graminées pérennes.*)

On peut faire la remarque que les molécules du catabolisme des végétaux sont présentent en quantité moins importantes que celles du catabolisme des animaux, et ceci grâce à des mécanismes de recyclage beaucoup plus intense.

On se doit également de parler de l'élimination de l'eau qui ne se fait pas au niveau des poils absorbant mais principalement au niveau des feuilles grâce aux stomates. Cette élimination se fait par transpiration permettant également un refroidissement de la plante et jouant un rôle dans les phénomènes de circulation.

2) Sécrétion

La sécrétion consiste en la fabrication de substances du **métabolisme secondaire**, non constantes dans tout le règne végétale, qui seront éliminées à l'extérieur du végétal par des appareils sécréteurs tels que :

- les **cellules sécrétrices** isolées qui sont des cellules présentent au sein du parenchyme, contenant des vacuoles remplies des substances du métabolisme secondaire.
- les **poches sécrétrices** qui sont des cavités situées également dans le parenchyme et bordées de cellules sécrétrices, contenant tout comme précédemment des vacuoles.
- les **canaux sécréteurs** qui sont des canaux situées également dans le parenchyme et bordées de cellules sécrétrices, contenant tout comme précédemment des vacuoles.
- les **laticifères** sont des canaux, ramifiés ou non, contenant le latex.

3) Stockage et détoxification

La cellule végétale a mis en place des mécanismes de stockage qui peuvent jouer le rôle de détoxification. En effet on peut observer des stocks important de calcium (Ca^{2+}) sous la forme de cristaux d'oxalate de calcium (mâcles d'oxalate de calcium, prismes d'oxalate de calcium, …).

Mais leur propriété étonnante de détoxification leur est permise par stockage des molécules toxiques dans les vacuoles des feuilles, qui tomberont à l'automne. De cette manière les plantes sont capables de vivre sur des sols extrêmement pollués par des agents métalliques, on observera ainsi une précipitation de ces métaux lourds dans les vacuoles.

III) Respiration

La respiration consiste en des échanges gazeux, qui se réalisent au niveau de deux structures caractéristiques :

- Les **stomates** qui sont présentent au niveau des feuilles.
- Les **lenticelles** qui correspondent à des orifices présentent au niveau de l'écorce de tissus non chlorophylliens.

On peut noter que certaines plantes remplacent la respiration par la fermentation de molécules organiques. Il est également important de préciser que les parois cellulosiques sont très hydrophiles, permettant des échanges par diffusion, procurant aux végétaux une moindre sensibilité à l'asphyxie que les animaux.

IV) Circulation

La circulation est un phénomène important au niveau des végétaux supérieurs (plantes lignifiés), au niveau desquels les fluides se déplacent dans des circuits ouverts des racines aux feuilles. Ces fluides correspondent aux sèves, qui sont de deux types :

- La **sève brute** caractérisée par une concentration importante en **sels minéraux** provenant du sol et une circulation ascendante dans le **xylème** (ou bois).
- La **sève élaborée** caractérisée par une concentration importantes en **sucres** et une circulation descendante ou latérale (vers les autres organes de la plantes) dans le **phloème** (ou liber).

On peut faire la remarque que la plante ne possède pas d'immunoglobuline, mais des substances de défenses du métabolisme secondaire, de types antimicrobiens et antifongiques, que l'on appelle des **phytoagglutinines**. Elles font parties de la famille des lectines qui sont capables de lier des sucres, leurs conférant des propriétés semblables aux anticorps, avec des propriétés agglutinantes.

V) Mouvement et récepteurs sensoriels

1) Les différents mouvements observés

Au niveau des plantes on observe différents types de mouvement plus ou moins rapides.

a) Les tropismes

Les tropismes sont des réactions d'orientation d'organes (feuilles, fleurs, …) déclenchés par des stimuli extérieurs (lumière, gravité, …). Ce sont des mouvements lents qui correspondent à des courbures d'organes dues à des croissances inégales de celui-ci.
Parmi les tropismes on compte le **thigmotropisme**, l'**hydrotropisme**, le **chimiotropisme**, le **phototropisme**, le **géotropisme**, …

Le **phototropisme** est dû à une différence d'éclairement de la plante et donc de l'organe, entraînant des variations d'orientation des feuilles ou des fleurs. Le plus souvent le phototropisme sera un **héliotropisme** correspondant à un mouvement diurne en réponse au changement de direction du soleil. On peut donner comme exemple le tournesol dont la fleur suit véritablement le soleil. L'intérêt du phototropisme ou de l'héliotropisme est de permettre à la plante d'obtenir la luminosité ou l'ensoleillement optimal à sa croissance et à la bonne réalisation des mécanismes photosynthétique.

Le **graviotropisme** est dû à une différence de gravité. On parle de graviotropisme négatif pour les tiges et de graviotropisme positif pour les racines. Le **géotropisme** prend également en compte la nature du sol en plus de la gravité.

Le **thigmotropisme** est dû à une stimulation tactile d'un corps solide qui entraine un retard dans la croissance de la face touchée.

Le **chimiotropisme** est dû à des variations de concentrations d'une molécule ou d'un type de molécules. Ceci entraînera des variations de déplacement d'un organe ou d'une cellule. On peut donner comme exemple la nage orientée d'un spermatozoïde vers l'ovocyte.

b) Les nasties

Les nasties sont des réactions de courbure ou de flexion d'organe déclenchés par des stimuli extérieurs (température, lumière, humidité, stimulation tactile, …). La direction de la courbure ou de la flexion est fixée par une disposition anatomique et non pas par le point de stimulation, autrement dit le mouvement sera prédéfinit par la position de l'organe sur la plante et se fera suite au stimulus. Les nasties peuvent être lentes ou rapides suivant celle considérée. Ces mouvements permettent entre autre l'ouverture des stomates, des réactions défensives ou offensives…

Parmi les nasties on compte l'**épinastie**, l'**hyponastie**, la **nyctinastie**, la **thigmonastie**, la **séismonastie**, …

L'**épinastie** et l'**hyponastie** correspondent à des courbures qui prennent naissance au cours du développement de l'organe.

La **nyctinastie** correspond à des mouvements d'ouverture et de fermeture de fleurs ou de feuilles en fonction de la luminosité de la période journalière. Ces mouvements sont lents.

La **thigmonastie** correspond à des mouvements rapides en réponse à une stimulation tactile. On peut donner comme exemple la plante carnivore qui se ferme lorsqu'une proie se loge dans sa cavité.

La **séismonastie** correspond à des mouvements rapides que l'on peut comparer à ceux des thigmonasties, mais les séismonasties sont provoquées par des excitations extérieures plus vastes : secousses, agitations, chocs thermiques, stimulation tactile, … La séismonastie est bien illustrée par une vidéo présente sur le site

de l’UPMC.

2) Les mécanismes sensoriels mis en jeux

Il est important de préciser que la plante ne possède ni muscles, ni système nerveux, et a donc du développer différents types de mécanismes sensoriels.

a) Auxine & phototropisme

L’**auxine** (ou **AIA** pour acide indole 3-acétique) est une phytohormone jouant un rôle important dans la croissance des plantes et est donc produite préférentiellement au niveau des méristèmes apicaux des tiges, des jeunes feuilles, des tubes polliniques et des graines. Elle est synthétisée à partir du tryptophane ou de l’indole 3-glycérate, et transportée de manière passive grâce à ces propriétés lipophiles.

Son action est variable suivant l’organe cible mais également suivant sa concentration, autrement dit elle peut autant avoir des actions de stimulation que d’inhibition de la croissance, ceci suivant la plante, suivant l’organe cible et suivant sa concentration. Les méristèmes secondaires, contrairement aux méristèmes primaires, ne synthétisent pas de d’auxine, et sont ainsi très sensible à celle-ci.

L’auxine agit au niveau de récepteurs protéiques membranaires appelés **ABP** (pour *Auxine Binding Protein*). Ces récepteurs agiront sur les pompes à protons en induisant un efflux de protons dans le milieu milieu extracellulaire. On observera en parallèle une entrée d’ion potassium K^+ dans la cellule végétale, qui deviendra turgescente par des mécanismes d’osmose. L’acidification d’une part sera à l’origine de l’extensibilité de la paroi par glissement des microfibrilles de cellulose, et la turgescence d’autre part sera à l’origine de l’**élongation cellulaire** observée.

L’auxine joue également un rôle important dans le **phototropisme**. En effet un l’éclairement asymétrique des tiges entraîne une concentration plus importante d’auxine du côté opposé à celui éclairé. Cette forte concentration entraîne une croissance plus importante de la partie non éclairée qui pousse la tige à se pencher vers le soleil.

b) Statocytes & graviotropisme

Les **statocytes** sont des cellules spécialisées dans la perception de la gravité et situées au niveau de la coiffe des racines. Ces cellules sont caractérisées par la présence d’**amyloplastes** spécialisés, appelés **statolithes**. Les statolithes sont donc des plastes, c’est-à-dire des organites intracellulaires, excentrés au pôle basal de la cellule par sédimentation (gravité). Ils exercent ainsi une pression sur la membrane des réticulums endoplasmiques, induisant une augmentation du calcium intra-cytoplasmique et l’activation des transporteurs de l’auxine. Les changements de répartition de l’auxine dans la racine provoquent ainsi des **variations dans la croissance** de celles-ci, comme vu précédemment. La séismonastie est bien illustrée par une animation flash présente sur le site de l’UPMC.

c) Variation de turgescence et nasties

Pour les nasties, les différents stimuli extérieurs provoquent la mise en place d’une onde de dépolarisation des membranes, induisant une **modification de la polarité membranaire**, notamment vis-à-vis de la perméabilité du calcium Ca^{2+}. Les modifications de concentrations intracellulaires étant modifiées, on observe une modification de la turgescence des cellules, due à des différences ce pression osmotique. Ces variations de turgescence sont à l’origine de **modifications du repliement de certains organes**, de

l’**ouverture des stomates**.



Les parois végétales – Cours Pharmacie

Comme dit dans les chapitres précédents, la paroi cellulaire est l'une des particularités de la cellule végétale. Cette paroi leurs permet d'acquérir une certaine rigidité essentielle au maintient d'une forte pression osmotique intracellulaire, elle-même indispensable au port de la plante.

I) Le squelette externe des cellules végétales

1) Les substances permanentes

Ces intervenants sont synthétisés dans le cytoplasme et excrétés à l'extérieur de la cellule, où ils formeront la paroi. Parmi eux on compte la cellulose, les autres sucres non cellulosiques de la paroi, les hémicelluloses, les pectines et la lignine.

a) La cellulose

La cellulose est une macromolécule caractéristique du règne végétal. Elle correspond à un polymère du **cellobiose** qui n'est autre que le dimère du **β-D-glucose** (liaison 1-4), autrement dit la cellulose est un **polysaccharide homogène** (constitué d'un seul type de monomère).

Les macromolécules prennent une forme de longues chaines tendues qui s'associent les unes avec les autres par des liaisons hydrogènes pour former des paquets de microfibrilles. La polymérisation libère ainsi des molécules d'eau. La polymérisation enzymatique et l'agrégation par auto-assemblage sont réalisées au niveau d'un complexe enzymatique en forme de **rosette**, présent au niveau de la face externe de la membrane plasmique.

Les propriétés de la cellulose dépendent de la taille du polymère, qui dépend de l'âge de la cellule. En effet plus la cellule vieillit plus le polymère sera important. On distingue les propriétés physiques des propriétés chimiques :

- **Propriétés physiques :**
  - **résistance mécanique** (la résistance d'un fil de cellulose est identique à celle d'un fil de cuivre de même diamètre),
  - **déformable** ce qui confère une certaine souplesse et élasticité à la membrane,
  - **perméabilité** au gaz et à l'eau, grâce à une structure capillaire des microfibrilles.

- **Propriétés chimiques :**
  - totalement **insoluble** dans la plupart des solvants,
  - molécule **hygrophile** qui absorbe de l'eau sans être soluble,
  - **résistance aux attaques chimiques** et **enzymatique**,
  - biodégradation liée à la **cellulase**.

b) Les hémicelluloses

Les hémicelluloses (ou **cellulosanes**) sont des **polymères hétérogènes** à structure linéaire ramifiée qui n'a pas de caractère colloïdale ; ce sont des substances plutôt **hydrophile** grâce au petit nombre d'oses qui les constituent. Elles sont facilement dégradées par biodégradation via les hémicellulases et peuvent constituer des formes de réserve. Ce sont des substances matricielles qui servent de liaison entre les microfibrilles de cellulose.

Les hémicelluloses sont de différents types suivant s'ils rentrent dans la constitution des membranes primaire ou secondaire et selon le type de plantes considérées. Au niveau de la membrane primaire on trouve les **xyloglucanes** qui jouent un rôle de cohésion entre la cellulose et les constituants ramifiés de la paroi, et au niveau de la paroi secondaire on trouve les **xylanes** et les **glucomannanes**.

c) Les pectines

Les pectines sont des **polysaccharides hétérogènes** acides, dont les monomères de bases sont les **galacturonates** qui forment des chaînes assemblées en angle droit par des molécules de **rhamnose**. Des chaines latérales peuvent ensuite être ajoutées à la structure de base.

Les différentes chaînes de galacturonates sont reliées via les ions Ca^{2+} ou Mg^{2+} formant une structure en feuillet.

Ce sont des molécules colloïdales qui ont un rôle de ciment intercellulaire, principalement localisées au niveau de la lamelle moyenne.

2) Substances d'incrustation

Les substances d'incrustations sont des substances autres que cellulosique qui se déposent dans la trame cellulosique, c'est-à-dire entre les microfibrilles de cellulose, en remplaçant les substances matricielles, aussi bien dans la paroi primaire que secondaire.

Les substances d'incrustations peuvent permettre une lignification, une minéralisation, ou bien même une gélification.

a) Lignification par les lignines

La lignification correspond à un dépôt de lignines plus particulièrement dans la **lamelle secondaire**, mais également dans la **paroi primaire** et **secondaire** et effectuent à ce niveau là des soudures irréversibles entre les cellules. En effet les liaisons sont non hydrolysables par la plante elle-même.

Elles se déposent à la fin de la formation des parois primaire et secondaire, et sont toujours associée à la cellulose, se déposant sur celle-ci. En effet le dépôt de lignine occupe tout l'espace laissé libre par la cellulose et les polymères de la matrice. Les lignines sont des molécules **non glucidiques** caractéristiques du bois.

Elles sont présentent au niveau de certains tissus particuliers de la plante et renforcent ainsi leur **rigidité** et leur **résistance mécanique à la compression**, pour permettre la formation d'arbre. Les lignines sont des **molécules hydrophobes** qui restent **mouillable** mais qui sont **imperméable à l'eau**. Les cellules lignifiées sont destinées à mourir.

La lignine est indispensable à la formation des vaisseaux et ainsi au transport de l'eau dans les végétaux

supérieurs.

On peut faire une analogie au béton armé, en prenant en compte que la cellulose conférant la souplesse correspond à l'armature en acier et que la lignine conférant la rigidité correspond au béton.

b) Minéralisation

La minéralisation correspond à un dépôt de **silice** (SiO_2) ou alors à un dépôt de **calcaire** (carbonate de calcium, $CaCO_3$) au niveau de tissus spécifiques de la plante.

- Le dépôt de silice s'appelle la silification et se fait au niveau de certaines plantes uniquement, non comestibles par les herbivores. Les Poacées et les Cypéracées possèdent des épidermes riches en silices ; on prendra pour exemple les poils urticants des orties.
- Le dépôt de calcaire s'effectue au niveau des poils en les rigidifiant.

c) Gélification par des gommes et des mucilages

La gélification correspond à une hypertrophie de la lamelle moyenne, par des gommes ou des mucilages. Les gommes et les mucilages sont des **polysaccharides hétérogènes** dont le poids moléculaire est inférieur à la cellulose. Ce sont des macromolécules **hydrophiles colloïdales**, c'est-à-dire qu'elles peuvent passer en solution dans l'eau sans être ionisées, et ceci en restant en suspension dans la solution. Elles ont la propriété de gonfler au contact de l'eau et de former des masses gélatineuses.

Ils ont un rôle de lien entre les microfibrilles de cellulose, de ciment entre les cellules et de réserve glucidique.

3) Substances d'adcrustation

Les substances d'adcrustation sont des substances déposées à l'extérieur de la membrane. Elle forme une couche sur la paroi secondaire qui peut disparaître. Cette couche est imperméable, empêchant tout échange de gaz et d'eau.

a) La cutine

La cutine se dépose sur l'**épiderme**, formant un film protecteur, appelé la **cuticule**. La cutine correspond à l'assemblage d'**hydroxyacides** tels que l'acide palmitique, l'acide stéarique et l'acide oléique. Elle possède une structure en maillage tridimensionnel qui procure à la molécule une insolubilité dans les solvants hydrophobes, et ceci bien qu'elle soit constituée d'acide gras.

La cuticule est légèrement perméable aux gaz et à la vapeur, et imperméable à l'eau, mais tout en restant mouillable. Elle permet ainsi de ralentir la transpiration des végétaux et ainsi de les préserver contre des pertes d'eau excessives. En temps sec le réseau se ressert, entraînant une imperméabilité totale.

b) Les cires

Les cires forment un dépôt sur ou dans la cuticule, on parle alors de **cire supracuticulaire** ou de **cire intracuticulaire**. Ce sont des esters d'acide gras et d'alcool gras à longue chaîne, autrement dit des cérides qui sont les constituants majeurs des cires (abeilles, …).

Leur présence n'est pas constante sur les végétaux. Les cires sont totalement hydrophobes, donc totalement imperméable à l'eau et aux gaz, limitant ainsi la transpiration des plantes. Elles présentent

différentes morphologies : bâtonnets, granulation, pellicule ou pruine.

c) La sporopollénine

La sporollénine est la molécule principale rentrant dans la composition de l'**exine**, parois des spores et des grains de pollen. Elle procure une résistance à la dégradation et n'est dégradée par aucune enzyme connue.

d) La subérine

La subérine imprègne la paroi des cellules, la rendant imperméable. La subérine rentre dans la constitution du **suber** qui présente lui-même une structure lamellaire, additionnant une couche amorce de triglycéride et de cutine, avec une couche monomoléculaire de cires. Le suber se forme secondairement à partir du cambium subérophellodermique.

La subérine est une molécule polymérique hydrophobe, imperméable aux gaz et étant un très bon isolant thermique. Les cellules imprégnées de subérine sont des cellules mortes, échanges au niveau de perforations.

II) Structure et élaboration de la paroi végétale

1) Structure de la paroi végétale

Comme dans un chapitre précédent, la cellule végétale est bordée par une paroi et non seulement par une membrane cytoplasmique. On observe ainsi la formation d'un squelette externe se formant autour de la double couche phospholipidique. De l'intérieur vers l'extérieur on voit ainsi la **paroi secondaire** directement en contact avec la membrane plasmique, la **paroi primaire**, puis la **lamelle moyenne**.

Cette paroi possède des **ponctuations** correspondant à des plages de **plasmodesmes**, elles mêmes correspondant à de petits orifices permettant la communication entre les cellules.

- La **lamelle moyenne** est une membrane primitive pectique mitoyenne entre deux cellules, qui jouera le rôle de base sur laquelle ira se déposer la paroi primaire puis secondaire. Elle sera perforée au niveau des ponctuations par les plasmodesmes qui permettront les échanges intercellulaire.
- La **paroi primaire** est située entre la lamelle moyenne et la paroi secondaire. Elle est constituée de 25 à 30% de cellulose, 30 à 65 % d'hémicellulose, 5 à 35 % de pectines et 0,5 à 5 % de protéines. Elle est absente au niveau des plasmodesmes.
- La **paroi secondaire** est située entre la membrane cytoplasmique et la paroi primaire. Elle est de même composition que la paroi primaire, mais avec des proportions différentes : réseau moins hydraté, moins de substance matricielle et plus de cellulose (structure solide et non extensible). Elle est absente au niveau des ponctuations.

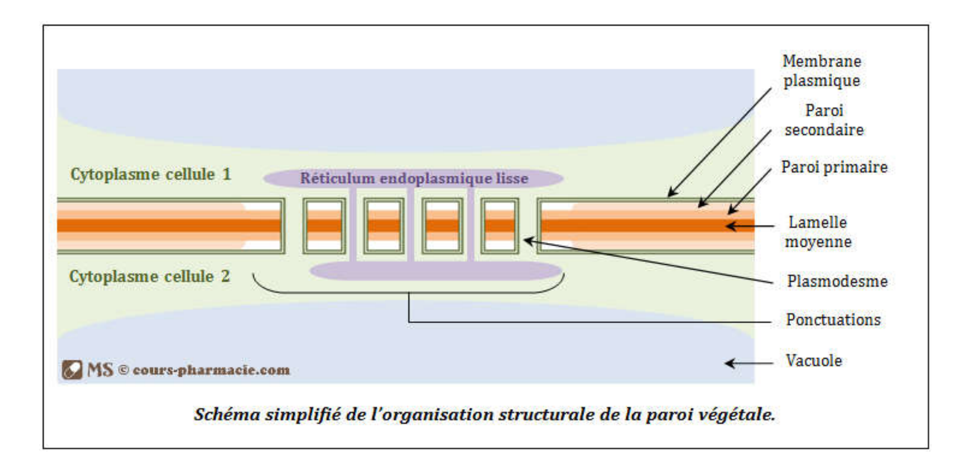


Schéma simplifié de l'organisation structurale de la paroi végétale.

2) Etapes d'élaboration de la paroi végétale

La paroi végétale est constituée d'une lamelle et de deux parois qui se forment en 3 étapes l'une après l'autre. Il y a tout d'abord formation de la lamelle moyenne, puis de la paroi primaire qui se dépose sur la lamelle moyenne, et finalement de la paroi secondaire qui se dépose sur la paroi primaire.

a) Formation de la lamelle moyenne :

A la fin de la division cellulaire (en télophase), les microtubules s'assemblent pour former le **phragmoplaste**. Par la suite se forme une **plaque cellulaire** au plan équatoriale de la cellule mère, par fusion des vésicules provenant de l'appareil de Golgi. Cette plaque apparaît tout d'abord comme un disque suspendu à équidistance des deux noyaux, puis au fur et à mesure que les vésicules du Golgi fusionneront, elle atteindra les parois. Une fois les parois atteintes, la plaque clôturera la scission des cellules en division, séparant ainsi un cytoplasme d'un autre.

Il y aura par la suite fusion d'élément du réticulum endoplasmique lisse avec la plaque cellulaire, permettant le développement de la plaque, ainsi que la formation des plasmodesmes. En effet les tubules du réticulum endoplasmique lisse passeront à travers les plasmodesmes permettant un lien permanant entre les deux cellules jointives.

A partir de cette plaque, on arrivera finalement à la formation de la **lamelle moyenne**, par association avec de la pectine et d'autre composé. La lamelle moyenne ne sera donc pas complètement jointive, possédant des plasmodesmes qui permettront la communication entre les cellules.

b) Formation de la paroi primaire :

A partir de cette lamelle moyenne, membrane primitive pectique, s'effectuera un dépôt de cellulose, permettant la formation de la paroi primaire entre la membrane plasmique et la lamelle moyenne.

Au niveau des plasmodesmes, il n'y aura pas de dépôt de cellulose. Le réseau de fibrilles de cellulose est encore lâche, procurant à la paroi une souplesse, une flexibilité, ainsi qu'une extensibilité.

a) Formation de la paroi secondaire :

La paroi secondaire se forme également par dépôt, cette fois-ci sur la paroi primaire, sauf au niveau des ponctuations.

L’eau, de l’absorption à la transpiration – Cours Pharmacie

-
    -
        - a) Théorie de Munch & Krafts
        - b) Mécanisme

Tout comme l’organisme humain, la plante à besoin d’eau pour vivre. L’eau est indispensable à la formation de la sève et participe ainsi aux phénomènes de circulation et donc à l’apport de nutriments aux différents organes de la plante ; elle participe également à des phénomènes de régulations tel que la transpiration.

I) Sol et phénomène physique

1) L’eau dans la sol

Il est essentiel de faire la distinction entre la quantité dans un sol et sa disponibilité dans celui-ci. En effet, l’eau à une certaine mobilité dans le sol due à la gravité d’une part, et à différentes forces d’autre part :

- Des **forces osmotiques**, qui sont générées par les ions présents dans le sol, retenant l’eau dans le sol. Cette rétention est d’autant plus faible que le sol est bien irrigué et donc que les ions sont plus dilués. Ces forces sont donc généralement faibles, voire négligeables.
- Des **forces matricielles**, qui sont générées par les éléments non solubles du sol, qui exercent sur l’eau des forces capillaires, ainsi que des forces d’imbibition.
    - Des **forces capillaires**, qui sont générées par la tension superficielle existant entre l’eau et les interstices laissées libres dans le sol.
    - Des **forces d’imbibition**, ou **forces colloïdales**, qui sont dues à la propriété des substances colloïdales à gonfler en présence d’eau. Ce sont des attractions électrostatiques entre les charges négatives des colloïdes du sol et les charges positives de l’eau. Ces forces sont d’autant plus grandes que le sol est riche en argile, … Ces forces sont d’autant plus fortes que les particules sont petites.

En fonction de ces forces de rétention, on distingue les différents types d’eau dans le sol.

- L’**eau de gravitation** est une eau disponible qui s’écoule à travers le sol par gravité. Elle est plus ou moins retenue par les forces osmotiques et par les forces d’imbibition.
- L’**eau capillaire** est une eau disponible sur laquelle s’exercent les forces capillaires.
- L’**eau hygroscopique** est une eau indisponible, étant donné qu’elle rentre dans la constitution même du sol.

2) Phénomène physique

Le **potentiel hydrique** d’un sol est l’énergie qu’il faut appliquer au sol pour libérer 1g d’eau. Ce potentiel est toujours négatif, et est d’autant plus bas que la liaison entre l’eau et le sol est forte. On note que le mouvement de l’eau va du potentiel le plus haut au potentiel le plus bas (du moins négatif au plus négatif), et donc de la zone retenant le moins l’eau (la plus hydratée), à la zone retenant le plus l’eau (la moins hydratée). Quand le sol se dessèche on observe donc une diminution du potentiel hydrique, devenant ainsi plus négatif. L’eau pure possède un potentiel hydrique de 0, mais dans le sol circule un soluté et pas uniquement de l’eau pure. Le potentiel hydrique peut être décomposé en potentiel osmotique et potentiel

matriciel.

Le **potentiel matriciel** d'un sol est l'énergie qu'il faut appliquer au sol pour libérer 1g de soluté. Les forces osmotiques étant faibles, les deux potentiels ont presque la même valeur.

La **succion** correspond à une pression qui caractérise l'action attractive exercée par le sol sur l'eau. Afin de déterminer la succion on mesure la dépression minimale qui permet le départ de l'eau. Le potentiel hydrique est souvent assimilé à la succion car on observe une proportionnalité entre la valeur absolue du potentiel hydrique et la succion.

II) Absorption et transport de l'eau aux vaisseaux de xylème

1) Mécanismes directs de l'absorption

a) L'osmose

L'osmose correspond à la diffusion d'eau à travers une membrane hémiperméable du milieu le moins concentré (hypotonique) vers le plus concentré (hypertonique).

De cette manière lorsque la cellule se situe dans une solution hypotonique, elle va se gorgée d'eau jusqu'à rétablir l'équilibre osmotique avec le milieu extracellulaire, on dit que la cellule devient turgescente.

Attention, grâce à leur paroi pecto-cellulosique, les cellules végétales n'éclatent pas dans une solution hypotonique (contrairement à la cellule animale).

Les mécanismes d'osmose sont donc déterminés par les pressions dites osmotiques s'exerçant de part et d'autre de la membrane semi-perméable. La **pression osmotique** s'exprime par la lettre **Π**, suit la loi de Van't Hoff et s'exprime en **J/m^3**.

b) La succion

La **succion** est liée à la différence de pression osmotique des vacuoles. La plante ne peut absorber l'eau que si la succion de ses racines est supérieure à celle du sol, autrement dit si le potentiel hydrique de la plante est inférieur à celui du sol.

On observe une diminution du potentiel hydrique du sol vers le sommet de la plante. La circulation de l'eau dans la plante se fait ainsi dans la direction du potentiel hydrique le plus bas.

2) Transport de l'eau aux vaisseaux de xylème

L'eau est absorbée par les radicelles, qui correspondent aux plus petites racines au niveau desquelles on peut apercevoir des poils absorbants ; elle doit par la suite atteindre les vaisseaux de xylème, et pour se faire, elle peut utiliser différentes voies :

- La **voie apoplastique** correspond à la voie utilisant la paroi végétale.
- La **voie symplastique** correspond à la voie utilisant le cytoplasme de la cellule végétale (aussi appelé protoplaste), ainsi que les plasmodesmes, au niveau des ponctuations, pour passer d'un cytoplasme à un autre.
- La **voie transcellulaire**, correspond à la voie utilisant le cytoplasme dans la cellule végétale, mais qui

traverse la paroi pour passer d'un cytoplasme à un autre.

Comme dit dans les cours précédent, proche des vaisseaux de xylème (vaisseaux de bois), on observe des épaississements subéreux en forme de cadre formant les **cadres de Caspary** qui empêche les transports par voie apoplasmique en obligeant la voie symplasmique. Cette caractéristique lui permet de jouer son rôle de filtre.

III) La transpiration

La transpiration joue un rôle indirect mais principal dans l'absorption d'eau par la plante, et ceci grâce au fait qu'elle est le moteur de la montée de sève. La transpiration se fait à deux niveaux :

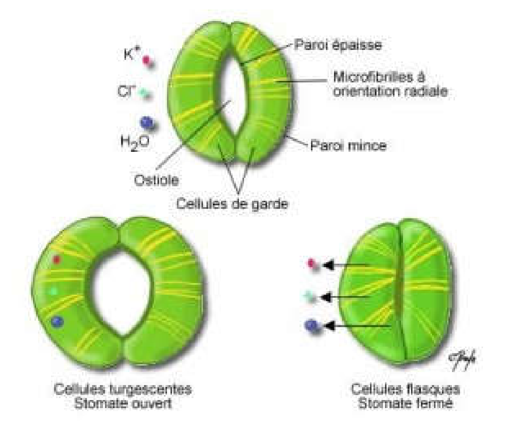
- Dans de moindre mesure au niveau de la **cuticule** des feuilles ; en effet on a vu dans les cours précédent qu'en milieu humide la cuticule présentait un réseau relativement lâche qui permettait une certaine perméabilité. La transpiration représente ici 5 à 10 % de la transpiration totale. On parle de **transpiration cuticulaire**.
- La majorité au niveau des **stomates** ; on parle de **transpiration stomatique**.

Un arbre peut transpirer jusqu'à 220 litres par heures. La transpiration des plantes est comparable à la transpiration qu'effectuerait 1/6 de la transpiration d'un plan d'eau de même taille.

1) Mécanismes d'ouverture des stomates

La transpiration stomatique varie suivant l'ouverture et à la fermeture des stomates, liées aux différences de pressions osmotiques dans les cellules de garde. Les cellules de garde (donc les stomates) s'ouvrent ou se ferment selon les forces osmotiques qui correspondent aux variations de la concentration de potassium intracellulaire. Par augmentation des concentrations potassiques il y a formation d'un milieu hypertonique qui entraîne une turgescence des cellules de gardes, et ainsi une ouverture des stomates.

Les cellules de garde ont des parois renforcées du côté interne qui délimite l'ostiole, et sont souvent accompagnées de cellules compagnes épidermiques, dépourvues de chloroplastes, avec lesquelles elles sont intimement en contact par leur face externe, permettant des échanges intercellulaire plus important.



2) Rôle de la transpiration dans la circulation de la sève brute

La sève brute est une solution très diluée de faible pression osmotique. La sève circule dans les vaisseaux de bois à une vitesse de 1 à 6 m/h, jusqu'à 100 m/h pour une transpiration maximale.

L’eau est transpirée par la feuille, d’autant plus que la demande climatique est élevée. Elle « coule » depuis le sol où elle est peu retenue (fort potentiel hydrique) vers les feuilles où elle est plus retenue (faible potentiel hydrique). Ce mouvement peut être décrit par une équation de transfert où le flux est d’autant plus fort que la différence de potentiel hydrique est grande, et que la résistance au transfert est faible.

De cette manière plus la plante transpire plus la succion sera efficace, et plus la plante absorbera de l’eau dans le sol. La plante utilise ainsi des phénomènes de variations de l’ouverture des stomates afin de faire varier la force d’absorption lorsque le sol ou l’air est trop sec. Mais ceci n’est vrai que jusqu’à un certain seuil au-delà duquel la plante sera à un stade de stress hydrique trop important, l’obligeant à fermer les stomates afin de se préserver.

3) Fermeture des stomates et poussée radiculaire

Chez une plante en déficit hydrique, les stomates sont partiellement fermés. Ceci diminue le flux d’eau, et donc la différence de potentiel hydrique entre le sol et les racines, diminuant la quantité d’eau qui sera absorbée par les racines. Cette fermeture stomatique est donc un processus adaptatif nécessaire à la survie de la plante. Elle a pour inconvénient de ralentir la photosynthèse et de causer l’échauffement de la feuille.

En absence de transpiration, on observe un phénomène appelé la **poussée radiculaire**, qui permet malgré la fermeture des stomates (par exemple pendant la nuit) d’avoir une absorption d’eau au niveau des racines. L’eau ne sera donc plus sous tension comme pour la transpiration, mais sous pression. Lors de ce phénomène, le potentiel hydrique est rétablit (diminution) par la sécrétion d’ions dans le xylème, permettant ainsi à l’eau d’y pénétrer par osmose à travers les cellules voisines.

4) Facteurs influençant la transpiration

a) Facteurs structuraux

Au niveau de la plante la transpiration stomatique dépend de son anatomie, autrement dit de la surface d’évaporation. De cette manière on distingue ainsi différents facteurs structuraux :

- La **surface foliaire** correspond à la surface des feuilles de la plante. Les stomates étant présents au niveau des feuilles, sa réduction (chute des feuilles, feuilles réduites à des aiguilles, …) permet une baisse de la transpiration.
- La **constitution foliaire**, en effet certaines espèces de plantes vivant en climat aride, présentent un collenchyme qui permet un épaississement de la feuille par de la cellulose ou une cuticule épaisse qui est imperméable au gaz permettant une protection contre les pertes d’eau.
- La **densité des stomates**.

b) Facteurs externes

Les facteurs externes correspondent à l’environnement de la plante, les plus importants sont :

- La **nature du sol :** Un sol chargé en ion possède une pression osmotique plus élevée, ce qui nécessite une augmentation de la succion des plantes concernées et ainsi de la transpiration, l’extraction y étant plus difficile. Au bout d’un certain seuil, lorsque la plante est soumise à un stress hydrique trop important les stomates se fermes diminuant la transpiration afin de se préserver.
- L’**humidité du sol :** Lorsque le sol s’assèche, la concentration en ion augmente, donc les forces

osmotiques sont plus importantes, ce qui entraîne également une extraction plus difficile et une nécessité d'augmentation de la transpiration. De la même manière que précédemment, au bout d'un certain seuil, lorsque la plante est soumise à un stress hydrique trop important les stomates se fermes diminuant la transpiration afin de se préserver.

- L'**humidité de l'air :** L'humidité de l'air agit différemment suivant le seuil atteint. Il faut comprendre que les cellules épidermiques perdent leur eau plus facilement que les cellules stomatiques dont la paroi est plus épaisse. Ainsi, une **sécheresse modérée** provoque une diminution de la turgescence des cellules épidermiques sans modifier notablement celle des cellules stomatiques. La pression exercée par les cellules épidermiques sur les cellules stomatiques diminue et les ostioles ont tendance à s'ouvrir, **augmentant** ainsi la **transpiration**. Ce phénomène est intensifié par le fait que l'air sec exerce une succion importante sur l'eau de la plante. Si la sécheresse de l'air augmente au dessus d'un certain **seuil**, au point d'entraîner l'évaporation de l'eau des cellules stomatiques, la diminution de leur turgescence tend à les accoler plus étroitement ce qui diminue le diamètre des ostioles et aboutit à une **diminution de la transpiration**.
- L'**agitation de l'air :** L'évaporation est favorisée par le renouvellement de l'air au voisinage des feuilles. Ainsi, l'augmentation de l'agitation de l'air entraîne tout d'abord l'ouverture des stomates. Cependant, si l'agitation dépasse un certaine seuil, elle entraînera leur fermeture. Le vent a d'autant plus un pouvoir desséchant qu'il élimine la « couche limite » qui protège les feuilles.
- La **température :** La température agît également sur l'évaporation de l'eau cellulaire. En effet, son augmentation entraîne de la même manière une augmentation de l'ouverture des stomates et donc de la transpiration. De plus, lorsque la température dépasse un certain seuil (environ 30°C), elle provoque la fermeture des stomates et donc une diminution de la transpiration.
- La **luminosité :** La lumière entraîne, pour la majorité des plantes, l'ouverture des stomates et donc l'augmentation de la transpiration. Cependant, la sensibilité des plantes varie selon l'espèce. Contrairement aux facteurs précédents, la lumière n'a pas d'action sur l'évaporation de l'eau cellulaire mais sur le métabolisme des cellules stomatiques, en stimulant l'activité de leurs ATPases membranaires responsable de l'entrée d'ions K^+ contre la sortie d'ions H^+). Le K^+ s'accumule ainsi dans les vacuoles, permettant l'entrée d'eau dans les cellules de garde, l'augmentation de la pression de turgescence et donc l'ouverture des stomates.

5) Physiologie de la plante face à une sécheresse

Lors une période de sécheresse prolongée, la surface foliaire (surface transpirante) diminue par perte des feuilles, on parle de sénescence foliaire. Ceci induit également une baisse des productions photosynthétiques, la plante étant beaucoup moins approvisionnée en CO_2, nécessaire pour la poursuite du cycle de Calvin.

A la suite d'un arrosage, la plante n'a pas besoin d'abaisser de manière importante son potentiel hydrique pour transpirer, permettant la montée de sève et la reprise de la photosynthèse. Mais ceci n'est possible que jusqu'à un certain seuil de température.

La nuit, la luminosité et la température sont trop basses pour activer l'ouverture des stomates, donc la transpiration et donc la photosynthèse.

Le jour, l'augmentation de la température et de la lumière stimulent l'absorption et en même temps l'ouverture des stomates. On observe en outre souvent une **« dépression de midi »** lorsque les seuils sont

atteints lors d’une journée chaude et/ou sèche ce qui permet à la plante d’éviter un stress hydrique.

Les plantes ayant la meilleure adaptation à une sécheresse sont celles qui permettent une sénescence foliaire rapide et donc une diminution de la transpiration avec une augmentation des stocks glucidiques en début de sécheresse ; et qui ont la meilleure capacité à reprendre un rythme synthétique après une sécheresse.

IV) La circulation de la sève élaborée

Comme nous avons vu précédemment, la sève brute circule grâce à des phénomènes de tension lors de la transpiration, ou à des phénomènes de pression lors de la poussée radiculaire. La sève élaborée nécessite elle des mécanismes plus complexes pour se déplacer dans la plante.

On rappel que la sève brute est caractérisée par une concentration importante en sels minéraux et par un déplacement des racines aux feuilles dans le xylème (bois) ; la sève élaborée, quant à elle, est caractérisée par une concentration importante en sucres et en acides aminés, et par un déplacement descendant ou latéral (vers les autres organes de la plantes) dans le phloème (liber).

Le passage d’eau et de nutriments entre les cellules se fait par les plasmodesmes, par les pompes à protons, ou par des symporteurs (ex : transporteur symport du saccharose activé par une pompe à proton).

1) Chargement du phloème

Les tubes criblés sont constitués de cellules allongées sans noyau, sans organites, ayant des parois cellulosiques et accompagnées de cellules compagnes dont elles sont dépendantes. En effet ces **cellules compagnes** sont accolées au tube et assurent leur approvisionnement par transfert de certains éléments comme le saccharose. Ces cellules possèdent des protubérances de la membrane plasmique, correspondant à des invaginations contenant beaucoup de mitochondrie qui sont le lieu de synthèse du saccharose.

Le passage du saccharose des cellules de transfert jusqu’aux tubes criblés, se fait par transfert de cellule à cellule par des cotransports saccharose-protons. Les pompes à protons utilisent de l’ATP pour un transport actif de protons vers la cellule compagne possédant le saccharose, par souci d’équilibre il y a alors efflux de protons dans le sens inverse, par un transport symport entraînant ainsi un mouvement de saccharose vers les tubes criblées. Ce processus est appelé **chargement du phloème** et est responsable de la diminution du potentiel hydrique (augmentation de la succion) au niveau du phloème.

2) Circulation de la sève élaborée

a) Théorie de Munch & Krafts

Munch et Krafts avaient mis en évidence un mécanisme qui expliquerait la circulation de la sève élaborée au sein des vaisseaux de liber (circulation descendante).

- **Expérience :** L’eau rentre dans un compartiment et dilue la solution, il y a formation d’une surpression d’eau, par ce courant, qui emmène le saccharose dans un deuxième compartiment duquel seul l’eau peut y sortir (membrane hémiperméable). Ainsi il y a transfert d’eau d’un milieu fortement concentré à un milieu faiblement concentré, ce qui est impossible en utilisant uniquement les forces osmotiques.

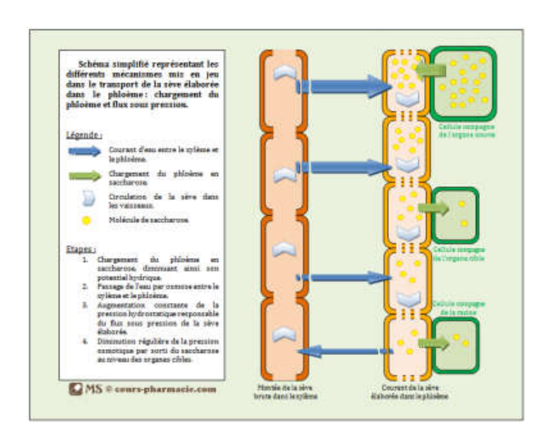
- **Hypothèse :** La sève se déplace sous l’action d’un courant de masse entraîné par une pression hydrostatique, qui permet également le transfert d’eau entre les vaisseaux de liber descendant et les vaisseaux de bois montant. Cette hypothèse a été appelée **« hypothèse du flux sous pression »**.

b) Mécanisme

La théorie de Munch et Krafts fut vérifiée par la suite. En effet dans les vaisseaux de bois (circulation montante) la sève est beaucoup moins concentrée que dans les vaisseaux de liber (circulation descendante), et ceci grâce au chargement du phloème qui diminue le potentiel hydrique de ce dernier. L’eau passe donc par osmose d’un vaisseau de bois à un vaisseau de liber, entraînant une augmentation de la pression hydrostatique du vaisseau de liber.

La pression hydrostatique étant en constante augmentation, la sève élaborée est poussée vers les milieux de basse pression, entraînant la sève élaborée vers le bas. Sur le trajet, le saccharose est régulièrement réabsorbé par les organes cibles bordant les vaisseaux, diminuant la concentration de la sève. L’eau passe ensuite de nouveau dans le vaisseau de bois pour reprendre le cycle précédent.

Il peut éventuellement y avoir des migrations d’éléments (saccharose) plus rapides que la migration de l’eau (les ions monovalents et le saccharose). En effet les éléments présents dans la sève élaborée sont à la fois poussés par l’augmentation de la pression hydrostatique mais également par un souci d’homogénéisation du milieu qui hyperconcentré au niveau de l’organe source.



La photosynthèse – Cours Pharmacie

La photosynthèse est le processus responsable de la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique au niveau de la plante, autrement dit au processus permettant de synthétiser de la matière organique (sucres) à partir de la lumière du soleil. Elle se réalise au niveau des chloroplastes qui sont des organites cellulaires spécialisées, et permet une consommation de dioxyde de carbone et d'eau afin de produire du dioxygène et des molécules organiques telles que le glucose. Pour se faire la photosynthèse se réalise en deux grandes phases, la phase claire et la phase sombre.

La **phase claire** est un ensemble de réactions photochimiques, qui dépendent de la lumière, et au cours desquels les électrons sont transportés à travers les deux photosystèmes (PSI et PSII) afin de produire de l'ATP (molécule riche en énergie) et du NADPH + H^+ (potentiel réducteur). La phase claire permet donc directement la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique.

La **phase sombre** correspond au cycle de Calvin, entièrement enzymatique et indépendante de la lumière, au cours duquel l'ATP et le NADPH + H^+ sont utilisés pour la conversion du dioxyde de carbone et de l'eau en glucides. Cette seconde partie permet l'assimilation du gaz carbonique.

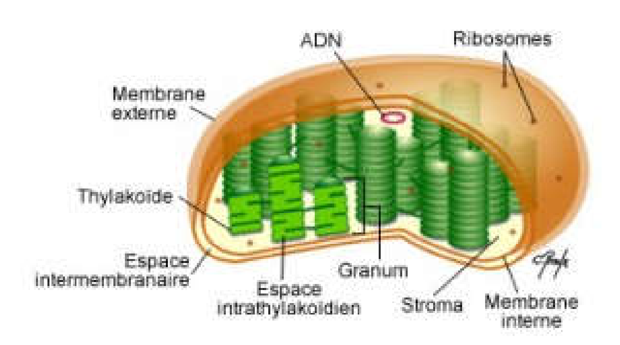
I) Le chloroplaste, siège de la photosynthèse

La photosynthèse se réalise principalement au niveau des feuilles, au niveau des tissus palissadiques qui se trouvent sous l'épiderme supérieur et qui récupèrent les photons lumineux. Comme dit précédemment, les caractéristiques des cellules responsables de la photosynthèse leurs sont données par les chloroplastes, qu'elles possèdent.

Le chloroplaste est un organite semi-autonome de la cellule végétale, il possède donc, comme la mitochondrie, son propre matériel génétique, ainsi qu'une double membrane phospholipidique (membrane externe et membrane interne).

- La **membrane externe** est une double couche phospholipidique formée comme toute membrane biologique de phospholipides et de protéines. Elle a la propriété d'être relativement perméable.
- La **membrane interne** a, contrairement à la précédente, la propriété d'être peu perméable et de présenter des replis appelés des **thylakoïdes**. Ces replis sont soit empilés et forment des granas (un **granum** = thylakoïde granaire), soit isolés (= thylakoïde somatique). La membrane interne est la plus

intéressante pour la photosynthèse et délimite la partie interne du chloroplaste, le **stroma**. La membrane présente des acides gras insaturés qui assurent la fluidité membranaire, et des pigments (chlorophylle et caroténoïde) souvent associés à des protéines. Des structures transmembranaires permettent la formation de complexes protéiques associés à la chlorophylle que l'on appelle des photosystèmes (PSI et PSII).



II) La chlorophylle, pigment de la photosynthèse

La chlorophylle est du groupe des Hémines et possède un noyau tétrapyrolique (structure de cage) qui contient un atome de magnésium (Mg^{2+}). Elle possède une courte chaîne latérale qui caractérise la chlorophylle « a » (radical méthyle) ou chlorophylle « b » (radical aldéhyde), et une longue chaîne phytol hydrophobe (hydrocarbure dérivé de l'isoprène C20). La molécule est donc amphiphile.

La chlorophylle étant un pigment, elle a la caractéristique d'absorbé la lumière dans le visible, mais les pics d'absorption varie suivant la chlorophylle :

- chlorophylle a : à **430** (bleu) et **660 nm** (rouge).
- chlorophylle b : à **450** et **643 nm**.

Lorsqu'un pigment capte un photon correspondant à sa capacité d'absorption un de ses électrons passe dans un état dit excité. Cette énergie peut se transmettre de 3 façons : soit en la répandant sous forme de photon, soit en la répandant sous forme de chaleur (ces deux façons font perdre de l'énergie), soit en transmettant l'énergie par résonance avec presque aucune perte d'énergie.

Il est important de préciser que seule la chlorophylle « a » est « active » pour la photosynthèse, et qu'elle est toujours associée à d'autres pigments, dit **pigments accessoires**, qui réceptionnent les photons à des longueurs d'onde inférieures (de plus fortes énergie) à la longueur d'onde d'absorption de la chlorophylle, et qui retransmettent à une longueur d'onde supérieure (de moindre énergie) pour atteindre la chlorophylle. On est alors dans un mode de fonctionnement « donneur-accepteur ». Parmi les pigments accessoires on compte les **phycobilines** chez les cyanobactéries et algues rouges, et les **caroténoïdes** chez les plantes supérieurs et les algues brunes. Les caroténoïdes absorbent dans les jaunes orangés et le bleu et les phycobillines dans le vert et le bleu.

On peut faire ici la remarque que la couleur orangé des caroténoïdes est masquée par la chlorophylle, or la chlorophylle est la première molécule détruite à l'automne, donnant la couleur jaune orangé des pantes à cette saison.

Différentes structures sont importantes dans la réception de la lumière. Tout d'abord l'**antenne collectrice** qui est composée de chlorophylle « a » et « b », ainsi que des caroténoïdes, mais encore le **centre**

réactionnel qui comprend uniquement une paire de chlorophylle « a ».

La chlorophylle « a » existe en deux variantes qui ont des pics d'absorption différents, selon les protéines qui lui sont associées :

- La P680 qui absorbe à 680 nm. Elle est présente au niveau du photosystème II (PSII).
- La P700 qui absorbe à 700 nm. Elle est présente au niveau du photosystème I (PSI).

III) Les mécanismes de la phase claire

Comme dit précédemment, le principe de la **phase claire** est de capter l'énergie lumineuse des photons et de la transmettre, via des électrons chargées de cette énergie, à une chaîne d'accepteur d'électrons (molécules ayant des potentiels d'oxydoréduction variables) ; on parle de **phase photochimique**. La phase claire nécessite donc de la lumière et aboutie à la formation de deux molécules : ATP et NADPH.

1) Structure des photosystèmes

Les **photosystèmes** sont les centres photorécepteurs de la membrane des thylakoïdes contenus dans les chloroplastes. Ils sont constitués d'une **antenne collectrice** et d'un **centre réactionnel** situé au centre de l'antenne. L'antenne collectrice permet de capter l'énergie lumineuse grâce à des pigments de plusieurs types : chlorophylle a, b et caroténoïde. L'énergie captée est transmise au centre réactionnel qui est un emplacement spécialisé constitué d'amas de pigments contenant seulement une paire de chlorophylle « a » capable de céder ses électrons à l'**accepteur primaire**, premier accepteur de la chaîne d'accepteurs d'électrons. L'accepteur primaire du photosystème I (PSI) est la **chlorophylle A_0** (chlorophylle « a » modifiée) et du photosystème II (PSII) est la **phéophytine**. La chaîne d'accepteurs d'électrons permet le transport des électrons de molécule en molécule dans le sens de l'augmentation du potentiel.

Comme vu précédemment dans le cours, la grande différence qui distinguera le photosystème I du photosystème II est la longueur d'onde d'absorption, pourtant les centres réactionnels des deux photosystèmes présentent tous les deux une paire de chlorophylle « a ». Ceci est expliqué par le fait que les protéines associées à la chlorophylle jouent un grand rôle dans ses propriétés physiques. De cette manière le photosystème II (PSII) présente un complexe moléculaire appelé **P680** et le photosystème I (PSI) présente un complexe moléculaire appelé **P700**.

Au cours de la phase claire, les électrons sont tout d'abord fournis par l'eau au photosystème II (PSII), puis par la suite ils sont transmis au photosystème I (PSI). En effet c'est bien le photosystème II qui démarre la photosynthèse. Il sera ainsi présenté en premier dans le cours.

2) Mécanisme des photosystèmes

a) Le photosystème II (PSII)

L'énergie lumineuse est tout d'abord absorbée par l'antenne collectrice qui transmet ensuite son énergie au complexe P680. La chlorophylle « a » présente dans le complexe P680 libère alors les électrons qui seront captés par l'accepteur primaire (chlorophylle A_0 = chlorophylle « a » modifiée) et transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons.

Ces électrons passent ensuite par le **complexe de cytochromes** où ils induisent le passage de protons du

stroma vers l’espace intra-thylakoïdien. Les protons ainsi accumulés forment ce que l’on appelle le **gradient de protons**, qui permettra à l’**ATP synthétase** de produire de l’ATP.

En quittant le complexe de cytochromes, les électrons sont transmis au photosystème I (PSI).

La chlorophylle « a » du P680 a donc perdu des électrons qu’elle doit récupérer pour continuer à fonctionner ; ils lui sont fournis via la photolyse de l’eau (*cf. suite du cours*).

b) Le photosystème I (PSI)

La poursuite de la photosynthèse nécessite encore de l’énergie lumineuse qui sera absorbée par l’antenne collectrice et qui sera transmise au complexe P700. Le rôle du complexe P700 sera de charger en énergie les électrons transmis par le complexe des cytochromes. Ces électrons seront captés par l’accepteur primaire (**phéophytine**) et seront transportés par la chaîne d’accepteurs d’électrons jusqu’à la **ferrédoxine**. Elle-même les transportera jusqu’à la **NADP réductase** qui réduira le $NADP^+$ en NADPH + H^+. La chlorophylle « a » du P700 a donc perdu deux électrons qu’elle doit récupérer pour que le système fonctionne ; ces électrons lui sont fournis par le PSII.

3) Transport des électrons dans la phase claire

a) La photolyse de l’eau et le transport non cyclique des électrons

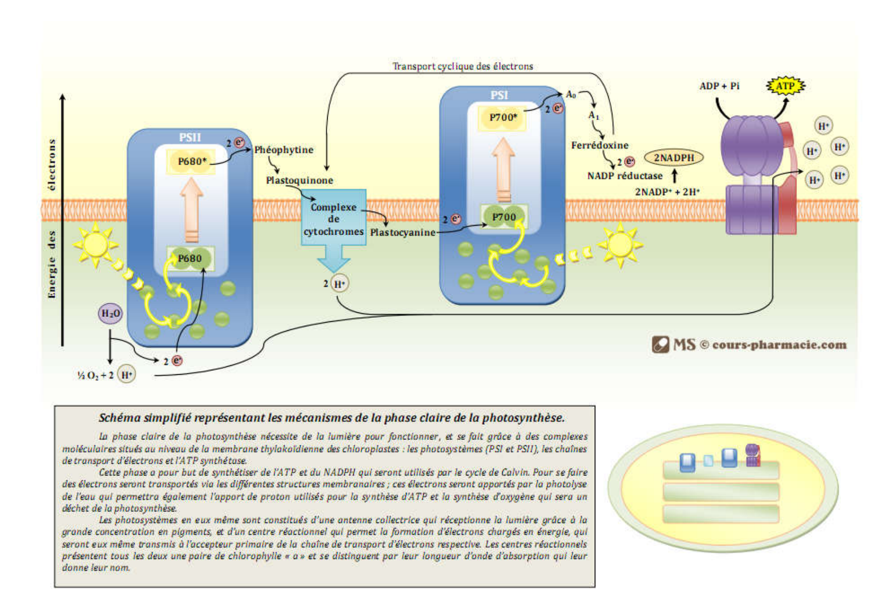
Au niveau du PSII va s’opérer une étape majeure de la photosynthèse : la **photolyse de l’eau**. A chaque fois que PSII est photo-oxydé, l’eau lui fournit un électron pour compenser la perte qu’il vient de subir et permettre sa régénération. L’eau est donc le donneur d’électrons primaire de la photosynthèse.

La molécule d’eau doit ainsi subir une réaction d’oxydation sous l’action de la lumière. Cette réaction sera à l’origine de la libération d’électrons de protons et d’oxygène. Les électrons seront capturés par le PSII, les protons produits iront s’accumuler dans l’espace intra-thylakoïdien pour participer au gradient de proton, et l’oxygène sera libéré dans l’atmosphère. L’oxygène est donc un déchet de la photosynthèse.

L’électron au cours de ces différents transferts perd un peu d’énergie. Cette énergie est utilisée par certains transporteurs pour amener des protons H+ du stroma (espace extra-thylakoïdien) vers l’espace intra-thylakoïdien.

b) Le transport cyclique des électrons

Les électrons peuvent suivre un trajet cyclique qui n’implique que le photosystème I. La ferrédoxine, au lieu de fournir les électrons à la NADP réductase, va les transmettre à la plastoquinone (PQ) par l’intermédiaire d’un cytochrome. Les électrons suivent alors la première chaîne de transporteurs qui les fait revenir au photosystème I, où ils vont combler les vides qu’ils avaient laissés. Ce trajet cyclique permet d’accumuler des protons supplémentaires dans l’espace intra-thylakoïdien sans réduire de $NADP^+$ mais en favorisant la production d’ATP (relargué au niveau du stroma).



IV) Les mécanismes de la phase sombre

La phase sombre correspond à la phase d'assimilation du CO_2 qui utilise les molécules énergétiques produites lors de la phase claire et qui est réalisée de manière cyclique. Ce cycle est appelé **cycle de Calvin** et il se déroule dans le stroma du chloroplaste.

L'assimilation du CO_2 se fait en quatre étapes principales dont les trois premières se déroulent au sein du cycle de Calvin :

- Fixation du CO_2 (carboxylation).
- Réduction du carbone fixé.
- Régénération de l'accepteur de CO_2.
- Synthèse des sucres.

1) Le cycle de Calvin

a) Fixation du CO_2

La première molécule du cycle de Calvin est le **ribulose-biphosphate** (**RuBP**) possédant 5 carbones. La fixation du CO_2 sur cette molécule nécessitera l'utilisation d'une enzyme appelée la **Rubisco** (pour *Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxygénase*). Cette enzyme permettra la formation d'une molécule instable à 6 carbones qui donnera rapidement deux molécules de **3-phosphoglycérate** à 3 carbones.

MODE D'ACTION DE LA RUBISCO :
Comme son nom l'indique, la Rubisco possède deux activités catalytiques :

- La première correspond à son activité **carboxylase** qui permet, à partir du RuBP, la formation de deux molécules d'**acide phosphoglycérique**.
- La deuxième correspond à son activité **oxygénase** qui permet, à partir du RuBP, la formation d'une molécule d'acide phospho-glycolique et d'une molécule d'**acide phosphoglycérique** (PGA). Cette seconde activité freine donc la photosynthèse, ne permettant pas la poursuite du cycle de Calvin.

On se demande alors dans quelle condition chacune sera active. Pour répondre à cette question il est essentiel de prendre en compte deux facteurs : tout d'abord l'activité dominante en quantité équivalente

d'oxygène et de dioxyde de carbone, puis l'environnement dans lequel la plante est placée.

En effet l'activité dominante en quantité équivalente d'oxygène et de dioxyde de carbone est la carboxylase, car l'affinité de cette enzyme pour le CO_2 est plus importante que l'affinité pour l'O_2. Par contre l'atmosphère est bien plus chargée en O_2 qu'en CO_2 obligeant la Rubisco à fonctionner en oxygénase.

Il est important de préciser que l'activité de la Rubisco varie également face à des variations de température. En vertu d'une propriété intrinsèque de cette enzyme et aussi à cause de l'effet différentiel de la température sur la solubilité du CO_2 et de l'O_2, le rapport de l'activité oxygénase sur l'activité carboxylase de la Rubisco varie dans le même sens que la température. Autrement dit la fixation du CO_2 par cette enzyme est favorisée à de faible température.

b) Réduction du carbone fixé

La deuxième phase du cycle de Calvin correspondra à la réduction du 3-phosphoglycérate. Celui-ci sera tout d'abord phosphorylé par de l'**ATP** pour donner l'**acide biphospho-glycérique**, qui sera lui-même réduit par le **NADPH** pour formé le **3-phosphoglycéraldéhyde** (G3P) qui est un sucre.

c) Régénération de l'accepteur de CO_2

Le G3P formé peut avoir différentes destinées ; un sixième de celui-ci sera utilisé par la cellule comme composant glucidique (*cf. suite du cours*) et les cinq sixièmes restant seront utilisés pour poursuivre le cycle de Calvin.

La reformation du RuBP, qui sera réutilisée pour fixer le CO_2, se fera en plusieurs étapes et nécessitera l'utilisation d'**ATP**.

2) Synthèse des sucres

Comme vu précédemment, un sixième du 3-phosphoglycéraldéhyde (G3P) produit dans le cycle de Calvin va entrer dans les réactions métaboliques de la plante, dans lesquelles ils seront principalement transformés en glucides :

- Soit sous forme de saccharose (α-Glu-Fruct) qui est la forme de transporté dans la sève élaborée.
- Soit sous forme d'amidon qui est la forme de mise en réserve (α-1,4-Glu).

3) Bilan

Par molécule de CO_2 incorporée on a donc consommation de 3 ATP et de 2 NADPH.

Or il se trouve que les glucides de base entrant dans les mécanismes énergétiques sont des hexoses. Pour la formation d'un de ces hexoses, il faut donc 6 molécules de CO_2 fixées, avec 6 tours de cycle et la consommation de 18 ATP et 12 NADPH. Le rendement est donc très faible.

V) Photosynthèse et plantes en C3

1) Les facteurs limitant de la photosynthèse

Comme vu précédemment, la photosynthèse (phase claire et sombre) nécessite un certain nombre

d'éléments :

- L'**eau** qui fournit les électrons nécessaires à la phase claire (photolyse de l'eau). Elle sera rarement un facteur limitant, sauf en climat aride.
- Le **dioxyde de carbone** (CO_2) qui est le substrat majeur du cycle de Calvin. En effet le CO_2 est en faible quantité dans l'atmosphère et est souvent le facteur limitant.
- La **lumière** qui est indispensable à la phase claire. Il est important de préciser que la lumière doit éclairer à la longueur d'onde d'absorption de la chlorophylle.

De cette manière, tous les facteurs qui agiront directement ou indirectement sur un de ces trois éléments, modifiera l'efficacité de la photosynthèse. Ainsi tout ce qui agira sur l'ouverture des stomates et sur la fixation du CO_2 agira également sur la photosynthèse (cf. chapitre *« L'eau, de l'absorption à la transpiration »*).

La teneur en CO_2 et la lumière seront donc généralement, suivant l'environnement de la plante, l'un ou l'autre le facteur limitant de la photosynthèse.

2) Les plantes en C3

La majorité des plantes sont dites en C3, utilisant des molécules à trois carbones pour la formation de leurs sucres (*cf. cycle de Calvin*). Elles vivent principalement dans des milieux tempérés.

Au niveau de ces plantes, la vitesse de fixation du CO_2 croît linéairement avec l'augmentation de l'intensité lumineuse, jusqu'à un certain seuil appelé **intensité lumineuse saturante**, qui correspond à la vitesse maximale d'assimilation du CO_2 et qui est représentée par un plateau exprimé en pourcentage de l'ensoleillement maximal.

Cette proportionnalité est due au fait que la lumière joue un rôle important dans la régulation de l'ouverture des stomates, indispensable à l'assimilation du CO_2 (cf. chapitre *« L'eau, de l'absorption à la transpiration »*). On est donc face à deux situations :

- Lorsque la lumière est suffisante, l'intensité lumineuse saturante est dépassée et c'est alors la teneur en CO_2 qui sera le facteur limitant de la photosynthèse.
- Si par contre la lumière n'est pas suffisante, c'est elle qui sera le facteur limitant de la photosynthèse.

Il est important de préciser que généralement l'intensité lumineuse saturante des plantes en C3 est très basse et ceci est du au fait que l'activité carboxylase de la Rubisco est lente, empêchant une importante assimilation de CO_2. C'est donc ici, principalement la teneur en CO_2 qui sera le facteur limitant de la photosynthèse.

VI) Solutions des plantes en C4 et CAM

Comme dit précédemment, les stomates jouent un rôle important dans la régulation de la transpiration de la plante, qui prime sur l'efficacité de la photosynthèse. Autrement dit les variations d'ouverture des stomates se feront toujours afin de préserver l'eau de la plante et si le cas se présente au détriment de la photosynthèse.

Certaines plantes, vivant dans des environnements plus contraignants que les plantes en C3, ont ainsi

développées des alternatives face à ces limitations, afin de préserver une certaine activité photosynthétique, c'est le cas des plantes en C4 et des plantes CAM.

Les plantes en C4 vivent également en milieu tempéré mais dans des conditions particulières : sols salés, … Les plantes CAM vivent en milieu aride et correspondent à des plantes grasses.

1) Caractéristiques des plantes en C4 et CAM

a) Les plantes en C4

Les plantes en C4 ont la caractéristique de pouvoir augmenter leur assimilation de CO_2 par une réaction supplémentaire réalisée dans le cytoplasme. Elles utilisent ainsi toujours des molécules à trois carbones mais utilisent en plus des molécules à quatre carbones qui joueront le rôle de stock provisoire de CO_2.

Au cours de cette réaction supplémentaire le CO_2 se fixera sur le **Phosphoénolpyruvate** (**PEP**, molécule à trois carbones) pour donner une molécule à quatre carbones, l'**oxaloacétate**, qui est réduit en **malate** sous l'action de NADPH. Le malate donnera du pyruvate et du CO_2 qui sera réutilisé dans le cycle de Calvin.

Les plantes en C4 peuvent ainsi enrichir l'environnement de la Rubisco en CO_2, mais ceci nécessite une consommation plus importante en ATP. Le fait d'augmenter la concentration en CO_2 permet une diminution de l'activité oxygénase de la Rubisco qui agit ainsi essentiellement en carboxylase, augmentant le rendement photosynthétique (cf. plus haut dans le cours : *« Mode d'action de la Rubisco »*).

Les plantes en C4 ont donc une capacité relativement élevée de fixation du CO_2 et ceci grâce à la PEP carboxylase (Phospho-énol-pyruvate-carboxylase) qui est une enzyme rapide. Elles peuvent donc utiliser de très fortes intensités lumineuses, leur intensité lumineuse saturant étant normalement élevé. Ce n'est donc ici pas la concentration en CO_2 qui constitue le principal facteur limitant de l'efficacité photosynthétique, mais une faible intensité lumineuse.

b) Les plantes CAM

Les plantes CAM (pour *Crassulacean Acid Metabolism*) sont des plantes vivant en milieu aride, nécessitant une économie en eau et donc une régulation fine de la transpiration. Elles utilisent exactement la même réaction supplémentaire que les plantes en C4 et se distinguent donc de celles-ci par une assimilation nocturne du CO_2. Cette dernière est permise par la caractéristique des plantes CAM de pouvoir ouvrir leurs stomates la nuit. Le CO_2 est ainsi stocké sous la forme de malate, qui sera utilisé le jour quand la phase claire aura lieu.

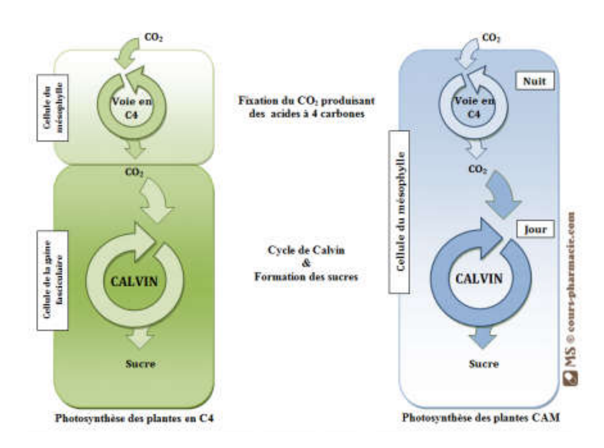
La consommation énergétique est ici encore plus importante que les plantes en C4, et permet en plus de maintenir les stomates fermés pendant la nuit, limitant au maximum les pertes d'eau par transpiration.

2) Différences entre les plantes en C3, C4 et CAM

- Pour les **plantes en C3** la photosynthèse se réalise au niveau des cellules palissadiques.
- Pour les **plantes en C4** les réactions se réalisent autour des faisceaux libéroligneux, au niveau desquels se trouvent deux rangées de cellules :
  - La première rangée forme la **couronne externe** dans laquelle se fait la réaction supplémentaire.
  - La deuxième rangée forme la **couronne interne** qui récupère le CO_2 de la couronne externe et qui dans laquelle se passe la photosynthèse.

On observe donc ici une séparation **spatiale** de la production et de la concentration de CO_2 avec les réactions photosynthétiques.

- Pour les **plantes CAM** la séparation, entre la production et concentration de CO_2, et les réactions rentrant en compte dans les mécanismes de la photosynthèse, est **temporelle**.



3) Subsistance des plantes en C3

Nous avons vu jusqu'alors que les plantes en C4 et les plantes CAM possèdent des alternatives ingénieuses afin d'augmenter leur activité photosynthétique. Elles sont ainsi favorisées dans les milieux de vies contraignants (climat chaud et sec, sols à potentiel hydrique bas, …), et ceci grâce à leur enzyme rapide, la PEP carboxylase.

On peut alors se demander pourquoi les plantes en C4 et CAM n'ont-elles pas supplantées les plantes en C3. Pour répondre à cette question il faut prendre en compte les propriétés de la Rubisco face à des variations de température.
En effet, en vertu d'une propriété intrinsèque de cette enzyme et aussi à cause de l'effet différentiel de la température sur la solubilité du CO_2 et de l'O_2, le rapport de l'activité oxygénase sur l'activité carboxylase de la Rubisco varie dans le même sens que la température.

Une augmentation de température diminue donc d'autant la capacité de fixation de l'enzyme vis-à-vis du CO_2, touchant de manière importante les plantes en C3, mais pas les plantes en C4 et les plantes CAM qui sont quasiment insensible à de telles influences, en raison du gradient de concentration du CO_2. A des températures supérieures à 30°C ce sont donc les plantes en C4 et les plantes CAM qui sont favorisées.
Par contre, lors d'une diminution de température, en dessous de 25°C, les plantes en C3 ont un rendement plus élevé que les plantes en C4.